云 南 植 物 研 究　1997; 增刊Ⅸ: 77～82
Acta Botanica Yunnanica

西双版纳沟谷热带雨林的种群动态与稳定性*

党承林　王宝荣
（云南大学生态学与地植物学研究所，昆明 650091）

摘要　本文讨论了沟谷热带雨林的乔木种群动态与稳定性的关系。结果表明，沟谷热带雨林各层次中的乔木种群组成是不稳定的，常常随时间而改变。沟谷热带雨林群落结构和功能（光合生产）的稳定性是以多个物种种群以及各层次中个体数量的相对稳定来维持的。沟谷热带雨林对干扰有较高的抵抗力。
关键词　西双版纳, 沟谷热带雨林, 种群动态, 稳定性

THE RELATIONSHIP BETWEEN TREE POPULATION DYNAMICS AND STABILITY IN MENGYANG BIOSPHERE RESERVE OF XISHUANGBANNA

DANG Cheng-Lin,　WANG Bao-Rong
(*Institute of Ecology and Geobotany, Yunnan University,* Kunming 650091)

Abstract　In this paper, the relationship between tree population dynamics and stability in ravine tropical rain forest in Xishuangbanna has been studied. The result shows that the composition of tree populations is unstable and changes with time. The stability of structure and function (photosynthesis production) of the ravine tropical rain forest is maintained by a lot of tree populations, and relative constancy of individuals in each layer. The ravine tropical rain forest has quite resistant to perturbation.
Key words　Xishuangbanna, Ravine tropical rain forest, Population dynamics, Stability

植物群落的稳定性一直是植物生态学研究的重点。在浩如烟海的文献中，有关热带雨林的稳定性研究相当少。在我国，仅向应海(1981), 朱华(1992)讨论了西双版纳热带雨林的种群配置与稳定性的关系，胡玉佳等(1992)应用种群增长矩阵模型测定了海南岛优势种群青梅的稳定性。关于热带雨林的稳定性有两种截然相反的观点，一种观点认为它是稳定的群落(胡玉佳等, 1992; Putma, 1984)，另一种则认为是不稳定的或脆弱的生态系统(May, 1976)。热带雨林究竟是稳定的还是不稳定的，还有待于深入、系统的研究。本文通过乔木种群的动态来分析沟谷热带雨林的稳定性。

西双版纳的热带雨林位于东南亚的热带北缘。年均温 21℃，年降雨量 1200～1600 mm，降水量的 80%集中在 6 至 10 月，11 月至翌年 5 月为干季，冬季雾日多，空气湿度大，相对湿度 80%。沟谷热带雨林是西双版纳热带雨林中的典型群落之一(吴征镒等, 1987)，其分布相当狭窄，仅见于海拔 500～900 m 的沟谷两侧。调查地为澜沧江左侧的景洪县勐养河下游河谷，地理位置为北纬 22°15′，东经

* 云南省教委基金重点资助项目; 加拿大国际发展研究中心(IDRC)资助项目
1996-06-27 收稿, 1996-09-10 修回

100°44′，海拔720 m。调查地河谷较宽大，沟谷热带雨林沿河谷两侧延伸达数千米。本文所研究的群落远离村寨，是未受人类活动干扰的原始林。

样地调查面积为2500 m^2，按相邻格子法划分为10×10 m的样方25块，对胸径2.0 cm以上的林木进行每木调查；对胸径2.0 cm以下高度1 m以上的林木只记数；凡高度在1 m以下的幼苗或小幼树则用机械布置25个2×2 m的小样方，调查各个种的个体数。本文仅对西双版纳沟谷热带雨林的乔木种群动态与稳定性作初步探讨。

沟谷热带雨林的群落结构

沟谷热带雨林的种类组成和层次结构极其复杂。在2500 m^2的样地中共有213种，其中乔木树种98种，灌木43种，藤本植物37种，草本植物35种。按高度，该群落可划分为5个层次，即乔木上层(A层)、乔木中层(B层)、乔木下层(C层)、小乔木灌木层(D层)和草本层(E层)。

A层为高大乔木树种，胸径40～150 cm，平均高35 m，这些乔木突出于B层之上，树冠呈不连续状态。主要由绒毛番龙眼(*Pometia tomentosa*)、窄叶半枫荷(*Pterospermum lanceaefolium*)、盆架树(*Winchia calophylla*)，斯里兰卡天料木(*Homalium ceylanica*)等7种所组成。

B层高20～30 m，胸径30～40 cm，种类组成相当多。除上层树种外，主要由泰国黄叶树(Xanthophyllum siamense)、思茅黄肉楠(*Actinodaphne henryi*)、海南水团花(*Adina hainanensis*)、乌楣(*Syzygium cumini*)、轮叶戟(*Lasiococca comberi* var. *pseudoverticillata*)等组成。

C层高10～20 m，除A和B层的树种外，主要有披针叶楠(*Phoeba lanceolata*)、木奶果(*Baccaurea ramiflora*)、假海桐(*Pittosporopsis kerrii*)、云南银柴(*Aporusa yunnanensis*)、多瓣蒲桃(*Syzygium polypetaloides*)等下层乔木树种。

D层为小乔木灌木层，高1～10 m，大量为乔木种的幼树，真正的灌木种有花叶九节木(*Psychotria siamica*)，多叶苣苔(*Leptoboea multifolia*)，球毛乌兰(*Strobilanthes pontastemoides*)等，但通常个体数量少。

E层为草本层、高2 m以下，有不少乔灌木的幼苗。该层的主要种类有卵叶蜘蛛抱蛋(*Aspidistra typica*)、冬叶(*Phrynium capitatum*)、狭眼凤尾蕨(*Pteris biaurita*)、卷瓣沿阶草(*Ophiopogon revolutus*)、午花姜(*Globba racemosa*)、越南万年青(*Aglaonema pierreanum*)等。层间植物特别以木质藤本为多，它们在各个层次中都有分布，主要有多花崖爬藤(*Tetrastigma floribunda*)、二籽扁蒴藤(*Pristimera arborea*)、大花铁屎米(*Canthium horridum*)等。

乔木种群的动态

森林群落的稳定性很大程度上取决于乔木种的稳定性。沟谷热带雨林的乔木种组成十分复杂。在98个乔木种中，常见种仅有52种，偶见种和入侵种几乎占了一半。本文着重分析52个常见乔木种在各层次中的种群动态。

为了便于分析，根据Raunkiaer的生活型划分标准以及乔木种在西双版纳所能达到的高度，乔木种可分为上层(A)树种、中层(B)树种和下层(C)树种。在12个上层乔木种群中，在每个层次中都出现的种群，即所谓“连续种群”(向应海，1981)只有两种：窄叶半枫荷和斯里兰卡天料木，占大乔木种群数的1/6；在四个层次中出现的种群中有绒毛番龙眼等5种占2/5。在三个层次中有大果青冈1种占1/12；在二个层次中有毗黎勒等3种占1/4，在一层次中有假含笑1种占1/12(表1)。在群落中窄叶半枫荷和斯里兰卡天料木有可能不断进行“自我复制”，绒毛番龙眼等五种在某个层次中的隐没是暂时的，它们也能长期存在于群落中。缺乏幼苗或幼树的其余五个种群，随着老树的死亡，有可能退出群落（表1）。

表 1 沟谷雨林乔木种群的层次分布

Table 1 The layer distribution of tree populations of the ravine tropical rain forest in Xishuangbanna

层次 Sublayer	植物名称	Plant name	分层株数 No. of tree A	B	C	D	E	合计 Total
	绒毛番龙眼	Pometia tomentosa	3	0	3	44	1475	1525
上	窄叶半枫荷	Pterospermum lanceaefolium	1	2	2	13	100	118
	斯里兰卡天料木	Homalium ceylanicum	1	2	2	1	25	31
层	具柄新乌檀	Neonauclea tsaiana	0	2	1	13	150	166
	银钩花	Mitrephora thorelii	0	1	2	74	325	402
(A)	盆架树	Winchia calophylla	2	0	1	2	25	30
	黄棉木	Metadina trichotoma	0	0	1	3	0	4
Upper	毗黎勒	Terminalia bellirica	1	1	0	0	0	2
layer	大果青冈	Cyclobananopsis rex	1	1	1	0	0	3
	假含笑	Paramichelia baillonii	1	0	0	0	0	1
	园果杜英	Elaeocarpus sphaericus	0	1	3	19	50	73
	红梗润楠	Machilus rufipes	0	1	0	8	0	9
	合计:		10	11	18	176	2150	2365
	泰国黄叶树	Xanthophyllum siamense		4	2	22	75	103
中	思茅黄肉楠	Actinodaphne henryi		4	6	27	125	162
	海南水团花	Adina hainanensis		2	2	33	300	337
层	降真香	Acronychia pedunculata		2	4	62	200	268
	乌榄	Syzygium cumini		5	3	48	150	206
(B)	轮叶戟	Lasiococca comberi v.pseudovert.		2	2	31	175	205
	勐仑琼楠	Beilschmiedia brachythyrsa		1	0	3	0	4
Middle	景洪暗罗	Polyatphia brachythyrsa		4	0	3	175	182
layer	五桠果叶木姜子	Litsea dilleniifulia		0	1	4	25	30
	红光树	Knema furfuracea		0	1	9	50	60
	景洪猴欢喜	Sloanea cheliensis		0	0	1	0	1
	四瓣木楝	Amoora tetrapetala		0	0	1	25	26
	山木患	Harpullia cupanioides		0	0	3	125	128
	滇糙叶树	Aphanathe cuspidata		0	1	5	0	6
	多花白头树	Carruga floribunda var. gamblei		0	1	2	0	3
	滇南风吹楠	Hosfildia tetratepala		0	0	2	0	2
	大叶山楝	Aphannamixis grandifolia		0	3	5	50	58
	粗状琼楠	Beilshmiedia robusta		0	0	1	0	1
	石密	Alphonsea mollis		0	0	1	250	252
	粗状润楠	Machilus robusta		1	0	2	0	3
	金钩花	Pseuduvaria indochinensis		0	0	4	25	29
	剑叶暗罗	Polyathia latilimbum		0	1	0	50	51
	印度栲	Castanopsis indica		0	4	0	0	4
	阔叶蒲桃	Syzygium latilimbum		1	1	3	25	2150
	合计:			26	32	267	1825	2150
	披针叶楠	Phoeba lanceolata			5	34	175	214
	网脉蒲桃	Syzygium oblatum			2	0	25	27
下	染木	Saprosam terntum			0	40	300	340
	木奶果	Baccaurea ramiflara			8	18	450	476
	白木香	Aquilaria sinensis			2	2	0	4
层	假多瓣蒲桃	Syzygium polypetaloides			2	5	25	39
	云南银柴	Aporusa yunnanensis			3	11	25	32
	网脉蒲桃	Syzygium cataynsis			0	1	25	26
(C)	山香圆	Turpinia montana			0	7	0	7
	假海桐	Pittosporopsis kerrii			3	17	225	245

续表 1

Under layer	滇南溪桫	Chisocheton siamensis	1	2	0	3
	滨木患	Arytera littoralis	0	16	250	266
	倒卵叶黄肉楠	Actinodaphne obovata	0	1	0	1
	葱臭木	Dysoxylum gobara	0	1	25	26
	大叶木兰	Magnolia henryi	0	1	25	26
	棒柄花	Cleidion brevipetiolatum	0	7	0	7
	合计:		26	162	1550	1738

在 24 个中层乔木种群中，在四个层次中都出现的种群有思茅黄肉楠等 6 种，占中层乔木种群的 1／4；在三个层次中有景洪暗罗等 3 种，占 1／8；在二个层次中有金钩花等 6 种，占 1／4；其余 9 种只在一个层次中出现，约占 2／5，它们将来有可能从群落中被排挤出去。

在 16 个下层乔木种群中，在三个层次中都出现的种群有披针叶楠，木奶果等 5 种，约占 1／3；在二个层次中有帽瓣蒲桃等 6 种，约占 2／5，山香圆等 4 种只出现于某个层次，占 1／4。

由上述可以看出，各乔木种的连续种群在群落中所占比例都比较低，不过它们在群落中的分布也有一定的规律。连续种群以下层乔木种居首，中层乔木种次之，上层乔木种最少。在热带雨林中，乔木种的连续种群随高度的上升而下降，且多数种群在一个或几个层次中出现断层，其原因在于群落内剧烈的种间和种内竞争以及食草动物的捕食作用，个体在生长过程中丧失生存的机率相当大，只有少数几个种群真正能到达它们所能到达的高度。同样，即使现在为连续种群将来也很难说不会出现断层。

乔木种群的个体数量动态

上层乔木种群是热带雨林群落结构的主干，它们的个体在各层次中都有分布。上层乔木种群在上层(A)和中层(B)中分布的一个显著特点是种多，但每个种群拥有的个体数少，而较低层次的种群则拥有比较多的个体。如表 1 所示，A 层有 7 种 10 株，每个种群平均 1.4 株，占较大优势的绒毛番龙眼也只有 3 株，绝大多数种群仅有一株。B 层 8 种 11 株，其个体数只比 A 层多一株，每个种群平均 1.4 株。由此可以预见：当 A 层的老树死亡后，有大致相同的个体进入 A 层，同时也说明当乔木种群的个体进入 B 层后，种间和种内的竞争大大减弱，死亡率趋近于零。C 层种群拥有相对较多的个体数，为 9 种 18 株，每个种群平均 2 株，分别为 A 层和 B 层的 1.8 倍和 1.6 倍。D 层的种群和个体数更多，共 9 种 176 株，平均每种群 20 株，分别为 C 层的 10 倍，A 层和 B 层的 17 倍。E 层为 7 种 2150 株，其个体数在所有各层次中居首位，占上层乔木个体总数的 90%左右，每个种群拥有的个体数平均高达 307 株。显而易见，上层乔木种群的个体在群落中的分布呈金字塔形，其规律大致如下：A 层与 B 层的个体数相差较小，随着群落高度的下降，C、D、E 层的个体数急骤上升，而 A 层和 B 层的个体数之和还不到总数的 1%，显然群落高度越低，种间和种内的竞争越激烈，个体的死亡率也越高。

与上层乔木种相比，中层乔木的大多数种群在其较高层次中都拥有较多的个体。B 层有 10 种 26 株，每个种群平均 2.6 株，其中乌榈有 5 株，泰国黄叶树等 3 种各 4 株，海南水团花等 3 种各 2 株，勐仑琼楠等 3 种各 1 株。C 层有 14 种 32 株，每个种群平均 2.5 株，以思茅黄肉楠、降真香和印度栲的个体较多。D 层有 21 种 267 株，每个种群平均 12.7 株，分别为 B 层和 C 层的 10 倍和 8 倍。E 层有 17 种 1825 株，每个种群平均 107 株。

下层乔木种群在各层次中的个体分布规律与上、中层乔木种群相似。C 层有 6 种 26 株，每个种群平均 4.3 株，其中以白木香和披针叶楠的个体最多。D 层 15 种 162 株，平均 10.8 株，个体数以木奶果和披

针叶楠最突出。E 层 10 种 1550 株，平均 155 株。

概而言之，不论上层乔木种群还是中层乔木种群或下层乔木种群，它们在各层次中的个体数都是随高度的上升而下降的。上层乔木种群在较高层次中的个体数量最少，中层乔木种群较多，最下层(E 层) 拥有的个体最多。或者说乔木种群的个体越高大，需要的幼苗或幼树也越多。

讨　论

群落的稳定性与植物种种群以及个体数量在群落中的动态特性是密切相关的，在上面，我们对群落结构和乔木种群动态作了较详细的剖析，现在通过乔木种群及其个体在群落中的数量变化来探讨沟谷热带雨林的稳定性。群落的稳定性包括抵抗力稳定性(resistance stability)和恢复力稳定性(resilience stability)两个方面：抵抗力稳定性是指群落抵抗干扰以及使其结构和功能保持原状的能力；恢复力稳定性是指群落遭受干扰后恢复原状的能力(Odum, 1983)。

1. 沟谷热带雨林的抵抗力稳定性

如前所述，热带雨林是由乔木 A 和 B 层的多个树种组成的多优群落，缺乏明显的单优势种。多数乔木种群在各层次中的分布是间断的，这意味着任一层次的种群在进入上一层次后，群落内势必发生种群的更替。当然，乔木种群的更替现象并不只限于沟谷热带雨林，热带雨林的多数群落也同样如此（朱华, 1992; 胡玉佳, 1992; 向应海, 1981; Richards, 1952)。乔木种群在群落中的不稳定是否意味着热带雨林是不稳定的生态系统了呢？回答是否定的。在群落中，乔木种群每发生一次更替，尽管其中一部分种群消失或暂时消失，但又有数量大致相当的种群补充上来，因此每个层次中的乔木种群总数不会发生太大的变化。例如，在沟谷热带雨林中，当 A 层的 7 个种群的所有个体衰老死亡后，由 B 层可能进入 A 层的上层乔木种群就有 8 个，与 A 层相同的种群只有窄叶半荷枫等 4 个种群，A 层原有的绒毛番龙眼等其它 3 个上层乔木种群将被 B 层的具柄新乌檀等 4 个种群所替代，而新出现的 A 层的种群总数并没有减少(表 1)。另外,假若 C, D, E 层中的所有上层乔木种群都能先后顺利地进入最高层（A)，那末，分别与 A 层现存种群相同的也只占 1／2 左右，也就是说将有一半左右的种群是新出现的。因此，沟谷热带雨林层次中的乔木种群组成虽然不能保持恒定，但种群数量只会在很小的范围内变化。必须指出的是，由于取而代之的种群绝大多数仍为沟谷热带雨林的基本成分，所以层次间的这种更替本质上并不改变群落的基本性质。

另外，沟谷热带雨林的另一个特点是较高层次中的每个上层乔木种群数拥有的个体数相当少。例如，在 A 层的上层乔木种群中，除绒毛番龙眼和盆架树各为 3 株和 2 株外，其余 5 个种群仅各有 1 株。在 B 层中,窄叶半枫荷等 3 个种群各有 2 株，其它 5 个群种均为 1 株。因此，在正常情况下，众多种群中的某个或几个种群在某个层次中的出现或消失，在总体上不会引起种群及其个体在数量上的激烈变动。由此推之，某个种群因干扰而绝灭时，对群落的结构和功能（光合生产）的影响也将是微小的和短暂的。因此，就群落的抵抗力稳定性而言，植物种群组成的稳定与否不是关键性的，热带雨林是以多个种群和个体数量的相对恒定来保持其结构和功能的相对稳定。此外，热带雨林是稳定的生态系统已为生产实践所证实。在所有森林群落中，热带雨林的病虫害发生率也许是最高的，然而所造成的灾害并不严重。但是如果把热带雨林中的某个树种进行大面积引种栽培，则极易发生毁灭性的虫害。

2. 沟谷热带雨林的恢复力稳定性

遭到干扰破坏的热带雨林的恢复主要通过两条途径：侏儒综合群(Oskar syndrome)和萌蘖。株儒综合群是指在郁闭林冠之下的乔木树木能缓慢地生长，它们很少死亡，当出现林窗时，它们便迅速地生长直至占满林窗(Silvertown, 1982)。在西双版纳沟谷热带雨林中，除少数种群的个体在各层次中的分布是连续的外，多数种群都是间断的。然而如果只从个体数量的分布来看，乔木种的所有个体在群落中又是连续的，且它们在层次中的数量分布均呈金字塔形。例如，上层乔木种、中层乔木种和下层乔木种的最上一层

与以下各层的个体数之比分别为 1:1.1:1.8:215.0，1:1.2:10.3:70.2 和 1:6.2:59.6。当上层或某个层次的所有个体因干扰或衰老死亡后，其下一层次有足够的个体即侏儒综合群来填补原来个体所占据的空间，从而使群落得以恢复。但群落能否恢复原状则要看其优势种群在所有层次中是否都存在。在热带雨林中，由于只有少数种在各层次中有一定数量的个体（侏儒综合群），因此在自然状态下，群落只能进行有限的"自我复制"。萌蘖在群落的恢复中也起重要作用，热带雨林的许多乔木种都具有萌蘖特性(胡玉佳, 1992; Richards, 1953)，如绒毛番龙眼、山木患、披针叶楠等都具有相当强的萌生力。当群落遭受严重破坏(如砍伐)后，在残桩上能长出大量萌枝，很快恢复为幼林(胡玉佳, 1992)。因此，热带雨林包括沟谷热带雨林在内，都有一定的自我修复的能力。

恢复力是群落遭受干扰后恢复到原貌时所需要的时间。群落不同, 其恢复力亦不同。恢复力的大小与组成群落的优势种寿命有关。短寿命种的恢复时间短，长寿命种则需相当长时间。据估计，遭受严重破坏的热带林恢复到原状大约需要二百年以上的时间。显而易见，热带雨林和其它森林群落的恢复力比草地和演替初期群落(如草本植物阶段)要低得多。因此，对不同的群落和处于不同发育阶段的群落来说，它们的恢复力差别是相当大的。如果只从恢复力的角度来看热带雨林的稳定性，那末，不仅热带雨林是"脆弱的生态系统"，而且所有顶极森林群落也都是脆弱的。显然, 不同性质的群落有不同的恢复力，不能以恢复力的大小（或速度）作为群落稳定性的主要判断标准。

群落或生态系统的稳定性是个十分复杂的问题。数十年来，生态学家对稳定性机制进行了大量的研究，并取得了一定的成果。但如何判断群落或生态系统的稳定与不稳定，迄今还没有制定出一个能令人满意的定量标准。关于这一问题,还有待进一步研究。

致谢 金振洲教授、黄瑞复教授、欧晓昆、苏文华老师和西双版纳自然保护区管理局刘林云工程师协助参加野外考察工作，特表谢意。

参考文献

向应海, 1981. 滇南热带雨林中种群配置的初步研究. 云南植物研究, 3(1): 57

朱华, 1992. 西双版纳望天树的群落生态学研究. 云南植物研究, 14(3): 237

胡玉佳, 李玉吉, 1992. 海南岛热带雨林. 广州: 广东高等教育出版社.吴征镒等, 1987. 云南植被, 北京: 科学出版社.

May R M, 1976. Theoretical ecology. Blackwell, Oxford.

Odum E P, 1983. Basic ecology. Saunders College Publshing. Philadelphia. 46

Putman R J, Watten SD, 1984. Principles of ecology. Croom Helm, London and Canberra. 338

Richard P W, 1952. The Tropical Rain Forest. London: Cambridge University Press (张宏达等译, 1959. 热带雨林. 北京: 科学出版社).Silvertown J W, 1982. Introduction to Plant population ecology. Edward Arnold, London, 20